

## L'allométrie de croissance encéphalique chez les Amphibiens Anoures

par Monique DIAGNE, Michel THIREAU et Roland BAUCHOT \*

**Résumé.** — La croissance encéphalique tardive (postmétamorphotique) des Amphibiens Anoures se fait avec un taux d'allométrie moyen de 0,458, intermédiaire entre les taux plus élevés des Poissons et des Urodèles, et les taux plus faibles des Reptiles, Oiseaux et Mammifères. Chez la grenouille verte, *Rana « esculenta »*, la croissance comporte trois phases nettes : une phase pré-métamorphotique à taux d'allométrie de 0,56, puis une phase métamorphotique pratiquement isométrique (1,015), que suit la croissance juvénile normale. Chez le crapaud vivipare *Nectophrynoïdes occidentalis*, les deux premières phases de la grenouille ont pour équivalent une phase pré-natale unique à taux d'allométrie très élevé (1,224), le point d'inflexion avec la phase juvénile se situant peu avant la naissance.

**Abstract.** — The growth of the brain in anurans after metamorphosis has a mean allometric coefficient of 0.458, which is intermediate between the higher coefficients of fishes and urodeles and the lower one of reptiles, birds and mammals. In the edible frog, *Rana « esculenta »*, brain growth occurs in three phases : a premetamorphotic one (coefficient 0.56) followed by an almost isometric metamorphotic phase (coefficient 1.015) and, last, the normal juvenil growth phase. In the viviparous toad, *Nectophrynoïdes occidentalis*, the premetamorphotic and the metamorphotic phases of the frog are represented in a single prenatal phase with a very high allometric coefficient of 1.224, the inflexion to the juvenile phase occuring shortly before birth.

---

Les modalités de la croissance encéphalique ont fait l'objet d'études récentes chez les Mammifères (BAUCHOT et DIAGNE, 1973), les Oiseaux (PLATEL, BAUCHOT et DELFINI, 1972), les Reptiles (PLATEL, 1974, 1975), les Amphibiens Urodèles (THIREAU et BAUCHOT, 1974 ; THIREAU, 1975), les Poissons Chondrichthyens (BAUCHOT, PLATEL et RIDET, 1976), Chondrostéens (BAUCHOT, CALOIANU-JORDACHEL, DIAGNE et RIDET, 1975 ; DIAGNE, CALOIANU-JORDACHEL, RIDET et BAUCHOT, 1979) et Téléostéens (RIDET, BAUCHOT, DIAGNE et PLATEL, 1977 ; BAUCHOT, DIAGNE et RIDET, 1979). Il est intéressant de savoir comment les Amphibiens Anoures s'intègrent dans l'ensemble des Vertébrés, et de comparer les modalités de la croissance encéphalique chez une espèce ovipare, à métamorphose libre, la grenouille verte (*Rana « esculenta »*) et chez une espèce vivipare dont la métamorphose a lieu *in utero*, *Nectophrynoïdes occidentalis* (LAMOTTE et XAVIER, 1972 ; XAVIER, 1977).

Ce travail comporte donc deux parties : la première concerne l'étude de l'allométrie intraspécifique de la croissance encéphalique, de la métamorphose à la maturation sexuelle ;

\* Laboratoire d'Anatomie comparée, Université Paris VII, 2, place Jussieu, 75221 Paris cedex 05, et Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Amphibiens), Muséum national d'Histoire naturelle, 25, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05.

son but est de comparer les coefficients d'allométrie des Anoures à ceux des autres groupes de Vertébrés. Nous remercions MM. PLATEL et RIDET de l'aide qu'ils nous ont apportée à cette occasion et M<sup>me</sup> CORDIER du matériel qu'elle nous a aimablement fourni. La seconde partie est l'analyse de la croissance encéphalique avant, pendant et après la métamorphose chez la grenouille verte (pontes récoltées en Sologne, à Pierrefitte-sur-Sauldre), avant et après la naissance chez le necton. Nous sommes redevables à M. B. TOLLU des pontes de grenouilles, à M<sup>me</sup> XAVIER et à M. M. LAMOTTE des embryons et des jeunes nectos provenant de leur élevage, et nous les en remercions vivement.

## I. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons pu analyser la relation allométrique intraspécifique après la métamorphose chez 13 espèces d'Anoures, dont la liste est fournie dans le tableau I. Ces espèces ont été récoltées par nous-mêmes en France ou à l'étranger au cours de missions scientifiques, ou nous ont été fournies par envoi d'exemplaires vivants capturés dans la nature ou provenant d'élevages. Dans tous les cas, nous avons mesuré le poids somatique chez l'animal vivant avant sacrifice, et le poids encéphalique immédiatement après extraction de l'encéphale, en utilisant une balance au milligramme. Dans le cas des jeunes têtards de grenouille et des embryons de nectos, où la dissection de l'encéphale n'était pas possible, nous avons recouru à l'estimation du volume encéphalique par reconstitution, à partir de photogrammes des coupes histologiques, de l'animal entier dont on avait mesuré le poids frais.

Les coefficients d'allométrie calculés sont ceux de l'axe majeur réduit, indépendants du coefficient de corrélation et donc des aléas des échantillons recueillis. Pour calculer un coefficient d'allométrie moyen au sein des Anoures, nous avons préféré à l'axe canonique le coefficient d'allométrie global résultant du transport en un seul point des centres de gravité des distributions des diverses espèces étudiées.

## II. CROISSANCE ENCÉPHALIQUE TARDIVE

Cette croissance concerne les individus après la métamorphose ou la parturition et s'apparente à la croissance intraspécifique des autres Vertébrés qui ne subissent pas de métamorphoses. Le tableau ci-dessous donne les résultats obtenus chez 13 espèces d'Anoures :

TABLEAU I. — Croissance encéphalique tardive.

ESPÈCE	ORIGINE	N	$\rho$	$\alpha$	$\sigma_\alpha$
<i>Bufo bufo</i>	Deux-Sèvres	100	0.9131	0.429	0.019
<i>Bufo regularis</i>	Côte d'Ivoire	31	0.8462	0.470	0.055
<i>Bufo regularis</i>	Réunion	29	0.9891	0.441	0.013

ESPÈCE	ORIGINE	N	$\rho$	$\alpha$	$\sigma_\alpha$
<i>Bufo viridis arabicus</i>	Iran	28	0.8545	0.550	0.066
<i>Bufo marinus</i>	Guadeloupe	14	0.9839	0.421	0.022
<i>Nectophrynoides occidentalis</i>	(Élevage)	80	0.9649	0.594	0.030
<i>Discoglossus pictus</i>	Sicile	31	0.8156	0.381	0.051
<i>Hyla arborea</i>	Deux-Sèvres	31	0.8752	0.517	0.053
<i>Hyla arborea savignyi</i>	Iran	30	0.8270	0.642	0.083
<i>Pelobates syriacus</i>	Iran	30	0.7247	0.441	0.079
<i>Arthroleptis nimbaense</i>	Côte d'Ivoire	58	0.8362	0.626	0.055
<i>Phrynobatrachus calcaratus</i>	Côte d'Ivoire	21	0.9213	0.487	0.047
<i>Rana « esculenta »</i>	Deux-Sèvres	89	0.9214	0.380	0.017
<i>Rana perezii</i>	Espagne	20	0.7709	0.497	0.097

N : nombre d'individus.  $\rho$  : coefficient de corrélation.  $\alpha$  : axe majeur réduit.  $\sigma_\alpha$  : écart-type de l'axe majeur réduit.

Les Anoures en provenance d'Iran ont été récoltés à Razaiyeh (*Hyla arborea savignyi*) et à Bandar E Pahlavi (*Bufo viridis arabicus* et *Pelobates syriacus*). Les espèces récoltées en Côte d'Ivoire proviennent de Lamto ; celle de La Réunion, de Saint-Paul ; celle d'Espagne, de Rosas. Les individus en provenance des Deux-Sèvres ont été soit récoltés dans la nature soit élevés localement.

Les coefficients d'allométrie varient de 0,380 (*Rana « esculenta »*) à 0,642 (*Hyla arborea savignyi*), avec une certaine tendance des espèces de plus grande taille somatique à avoir des coefficients plus faibles. Vraisemblablement la courbe de croissance encéphalique n'est pas une droite mais une parabole à concavité « ventrale », comme celle qui a été mise en évidence chez les Téléostéens (BAUCHOT, DIAGNE et RIDET, 1979) ; nous n'avons pas assez de données pour en établir les paramètres chez les Anoures. La valeur moyenne du coefficient d'allométrie, calculée en reportant toutes les espèces au même centre de gravité, est de 0,458 (coefficient de corrélation : 0,9227).

Comparons cette valeur moyenne à celles qui ont été calculées dans les autres groupes de Vertébrés : les Urodèles (0,500), les Téléostéens (0,477), les Chondrostéens (0,563), les Chondrichthyens (0,500) ont des taux d'allométrie supérieurs ; les Reptiles Sauriens (0,429), les Oiseaux (0,365), les Mammifères (0,230) ont des taux inférieurs. On peut expliquer la valeur très faible du taux d'allométrie des Mammifères par la forte taille relative de l'encéphale des adultes et l'importance des processus d'apprentissage chez le juvénile. Si l'on admet cette hypothèse, la diminution progressive du taux d'allométrie quand on passe des poissons aux Mammifères traduirait l'importance croissante des comportements acquis sur les comportements innés. Les Anoures, de ce point de vue, sont donc assez nettement différents des Urodèles, plus « primitifs », et se rapprochent des Reptiles Sauriens.

### III. CROISSANCE ENCÉPHALIQUE EMBRYONNAIRE ET LARVAIRE

#### **Rana « esculenta »**

La croissance encéphalique de la grenouille verte a été suivie de l'éclosion à la métamorphose achevée. Il ne nous a pas été possible d'élever ces juvéniles jusqu'aux tailles adultes. La figure 1 donne les diverses étapes que nous avons pu distinguer au cours de cette croissance.

1. *Phase prémétamorphotique* : De l'éclosion jusqu'à une taille correspondant à un poids somatique de 100 mg environ, la croissance encéphalique se fait avec un taux d'allométrie de  $0,561 \pm 0,04$ .

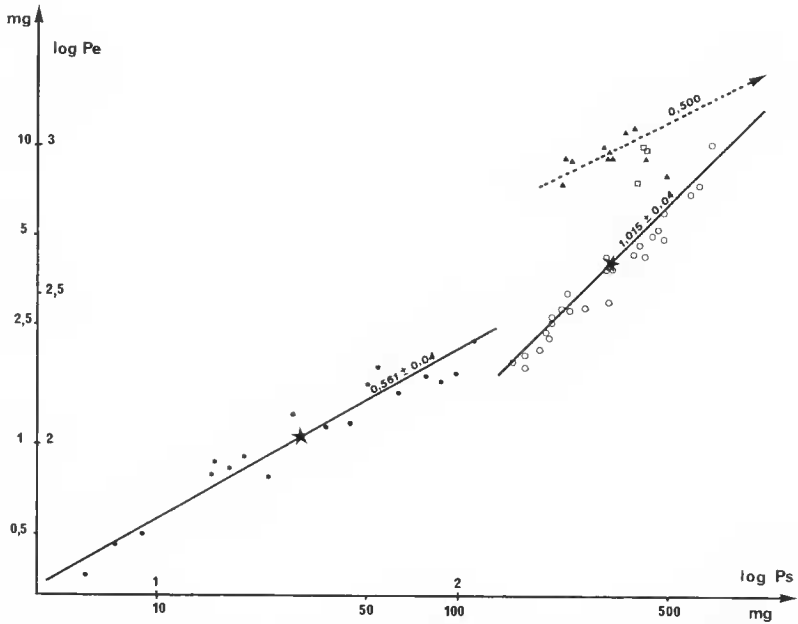


FIG. 1. — Croissance encéphalique chez *Rana « esculenta »*. Doubles coordonnées logarithmiques : poids somatique en abscisse, poids encéphalique en ordonnée. L'étoile représente le centre de gravité de chaque distribution. On peut distinguer une phase prémétamorphotique, cercles noirs (axe majeur réduit :  $0,561 \pm 0,04$ ) ; une phase métamorphotique, cercles blancs (AMR :  $1,015 \pm 0,04$ ) et une phase postmétamorphotique, triangles noirs (AMR :  $0,500$ ). Les trois carrés blancs correspondent à des individus en fin de métamorphose.

2. *Phase métamorphotique* : Les premiers signes externes de métamorphose (poussée des pattes postérieures notamment) se traduisent par une augmentation du poids somatique sans augmentation concomitante du poids encéphalique, mais l'innervation des membres nouvellement formés et les remaniements internes se traduisent par une vitesse de croissance encéphalique très différente, puisqu'elle est pratiquement isométrique ( $1,015 \pm$

0,04). Cette seconde phase conduit les têtards à un poids somatique de 600 mg environ. La métamorphose s'achève alors, avec en particulier résorption de la queue et modification du tractus digestif (il est très long et éreconvolutionné chez le têtard microphage et herbivore, court chez l'adulte carnassier). Ces transformations correspondent à une perte de poids somatique ; 3 individus (figurés par des carrés blancs) représentent des stades intermédiaires.

3. *Phase postmétamorphotique* : Les jeunes grenouilles métamorphosées pèsent 300 mg ou plus. Il est difficile de savoir si leur poids encéphalique a été modifié au moment de la perte de poids somatique mais il ne le semble pas. Cette troisième phase se poursuit ensuite jusqu'à la taille adulte ; le coefficient d'allométrie retenu (0,500) a été calculé à partir de ces jeunes métamorphosés et des adultes étudiés précédemment. En fait, les « adultes » eux-mêmes ont un taux plus faible (0,380), cette différence s'expliquant soit par la faible amplitude des poids somatiques des adultes, soit par l'existence d'une courbe de croissance quadratique déjà évoquée précédemment, le taux de croissance devenant de plus en plus faible avec le temps.

### Nectophrynoides occidentalis

La courbe de croissance est bien plus simple chez cette espèce vivipare (fig. 2). On distingue en effet deux phases, l'une prénatale avec un coefficient d'allométrie très élevé ( $1,224 \pm 0,145$ ), l'autre postnatale et juvénile, à taux d'allométrie bien plus faible ( $0,594 \pm 0,030$ ). Le point d'inflexion se situe peu avant la naissance. Il faut comparer la phase prénatale du necto aux deux premières phases de la grenouille verte, ce qui semble montrer

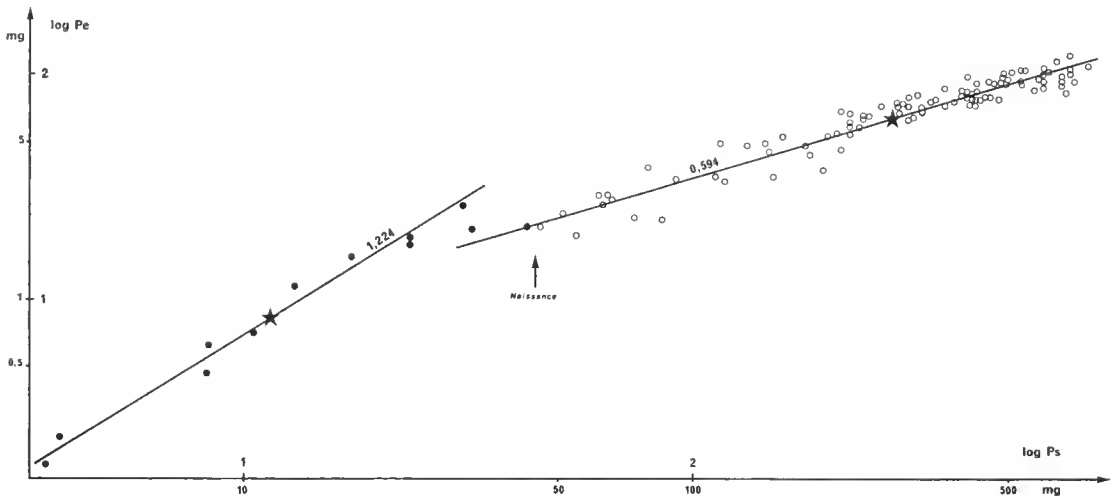


FIG. 2. — Croissance encéphalique chez *Nectophrynoides occidentalis*. Doubles coordonnées logarithmiques : poids somatique en abscisse, poids encéphalique en ordonnée. L'étoile représente le centre de gravité de chaque distribution. On peut distinguer une phase prénatale, cercles noirs (axe majeur réduit :  $1,224 \pm 0,145$ ) et une phase postnatale ou juvénile, cercles blancs (AMR :  $0,594 \pm 0,030$ ). Le moment de la naissance a été précisé.

que les processus ontogénétiques qui escamotent la métamorphose chez le necto sont très simplifiés par rapport à ceux d'une espèce ovipare. La forte valeur du coefficient d'allométrie prénatale est probablement liée à une accélération des processus ontogénétiques au niveau du système nerveux central. Si l'on compare en effet cette courbe à celles des autres groupes de Vertébrés (BAUCHOT, 1972), on constate qu'il existe toujours une phase « prénatale » (mais qui se poursuit parfois un peu au-delà de l'éclosion ou de la mise bas) à coefficient d'allométrie élevé, suivie d'une phase juvénile dont le coefficient d'allométrie est typique du groupe étudié. Un phénomène analogue a été mis en évidence chez un Urodèle vivipare, *Salamandra atra* (THIREAU et BAUCHOT, 1974), qu'on ne peut guère interpréter que comme une accélération de l'organogenèse encéphalique *in utero*.

#### IV. DISCUSSION

Chez la plupart des Vertébrés, le jeune à l'éclosion ou à la mise bas est peu différent de l'adulte sinon par la taille. Dans ce cas, on observe, dans la croissance encéphalique, deux phases successives, la première à taux de croissance élevé (isométrie ou allométrie positive), la seconde à taux de croissance bien plus faible, le point d'inflexion se situant le plus souvent à un moment de l'ontogenèse proche de l'éclosion ou de la mise bas. Ce ralentissement du taux de croissance, étudié chez les Mammifères, est essentiellement dû à l'arrêt des mitoses des neuroblastes, les augmentations de volume enregistrées étant dues à des phénomènes de croissance cellulaire, de vascularisation et de myélinisation (BAUCHOT et GUERSTEIN, 1971 ; BAUCHOT et BUISSERET, 1973).

La valeur plus élevée du taux d'allométrie de la phase juvénile chez les Vertébrés non mammaliens peut difficilement être due uniquement aux phénomènes de croissance cellulaire, de vascularisation et de myélinisation ; il est probable que des mitoses subsistent bien après la période embryonnaire chez ces groupes (BAFFONI, 1966). Une étude approfondie de ces groupes permettrait peut-être de mettre en corrélation ces divers phénomènes et les valeurs des taux d'allométric observés. Cette étude serait tout indiquée chez les Anoures, chez lesquels effectivement des mitoses restent présentes, au niveau du ténocéphale, chez l'animal adulte (CLAIRAMBAULT, communication verbale).

L'étude de la croissance encéphalique chez la grenouille est intéressante en ce qu'elle traduit les effets de l'organogenèse chez un individu confronté aux aléas d'une vie libre, avec recherche de nourriture et fuite devant les dangers. Là encore, il serait tout à fait intéressant de chercher à rattacher les valeurs des divers taux d'allométric observés aux fréquences des mitoses et aux divers processus de croissance neuronique (poussées axoniques, champs dendritiques) ou gliale ou de vascularisation et myélinisation du tissu nerveux.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAFFONI, G. M., 1966. — Il tessuto nervoso degli Anfibi. *Archo zool. ital.*, **51** : 337-358.  
BAUCHOT, R., 1972. — Le degré d'organisation cérébrale des Mammifères. *Traité de Zoologie*. T. XVI, **4** : 360-384.

- BAUCHOT, R., et M.-M. GUERSTEIN, 1971. — Évolution de la taille et de la densité neuroniques au cours de la croissance post-natale chez le Rat blanc *Rattus norvegicus* (Berkenhout). *J. Hirnforsch.*, **12** : 255-265.
- BAUCHOT, R., et C. BUISSERET, 1973. — Évolution du volume de la vascularisation et de la myélinisation de l'encéphale au cours de la croissance post-natale chez le Rat blanc *Rattus norvegicus* (Berkenhout). *J. Hirnforsch.*, **14** : 451-461.
- BAUCHOT, R., et M. DIAGNE, 1973. — La croissance encéphalique chez *Hemicentetes semispinosus* (Insectivora, Tenrecidae). *Mammalia*, **37** (3) : 468-477.
- BAUCHOT, R., M. CALOIANU-JORDACHEL, M. DIAGNE et J. M. RIDET, 1975. — L'encéphale d'*Acipenser ruthenus* Linné, 1758 (Pisces, Chondrostei, Acipenseridae). Étude quantitative préliminaire. *Revue roum. Biol.*, série Biol. Anim., **20** (4) : 249-255.
- BAUCHOT, R., R. PLATEL et J. M. RIDET, 1976. — Brain-body weight relationships in Selachii. *Copeia*, (2) : 305-310.
- BAUCHOT, R., M. DIAGNE, et J. M. RIDET, 1979. — Post-hatching growth and allometry of the Teleost brain. *J. Hirnforsch.*, **20** : 29-34.
- DIAGNE, M., M. CALOIANU-JORDACHEL, J. M. RIDET et R. BAUCHOT, 1979. — L'encéphale des Chondrostéens : morphologie et analyse quantitative. *Trav. Mus. Hist. nat. Gr. Antipa*, **20** : 323-339.
- LAMOTTE, M., et F. XAVIER, 1972. — Recherches sur le développement embryonnaire de *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel (Amphibien Anoure vivipare). I. Les principaux traits morphologiques et biométriques du développement. *Annls Embryol. Morphog.*, **5** (4) : 315-340.
- PLATEL, R., R. BAUCHOT et C. DELFINI, 1972. — Les relations pondérales encéphalo-somatiques chez *Gallus domesticus* L. (Galliformes, Phasianidae). Analyse au cours de l'incubation et de la période post-natale. *Z. wiss. Zool.*, **185** : 88-104.
- PLATEL, R., 1974. — Poids encéphaliques et indice d'encéphalisation chez les Reptiles Sauriens. *Zool. Anz.*, **192** (5-6) : 332-382.
- 1975. — Nouvelles données sur l'encéphalisation des Reptiles Squamates. *Z. Zool. Syst. Évol. F.*, **13** (3) : 161-184.
- RIDET, J. M., R. BAUCHOT, M. DIAGNE et R. PLATEL, 1977. — Croissance ontogénétique et phylogénétique de l'encéphale des Téléostéens. *Cah. Biol. mar.*, **18** : 163-176.
- THIREAU, M., et R. BAUCHOT, 1974. — Modification de l'allométrie pondérale encéphalo-somatique au cours de la croissance chez *Salamandra atra* Laurenti (Amphibia, Caudata, Salamandridae). Liaison avec la viviparité ? *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **277**, D : 919-922.
- THIREAU, M., 1975. — L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles. I. Relations intraspécifiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3<sup>e</sup> sér., n<sup>o</sup> 297, Zool. 207 : 467-482.
- XAVIER, F., 1977. — An exceptional reproductive strategy in Anura, *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel (Bufonidae). An example of adaptation to terrestrial life by viviparity. In : M. K. HECHT, P. C. GOODY and P. M. HECHT, Major patterns in Vertebrate evolution, p. 545-552.

